Aus dem Physiologischen Institut der Universität München
Vorstand: Professor Dr. Ph. Broemser

Das Isodynamiegesetz und seine Grenzen

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde in der gesamten Medizin

verfaßt und einer

Hohen medizinischen Fakultät der Bayerischen
Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Wilhelm Haid
aus München

München 1939
Universitäts-Buchdruckerei von Dr. C. Wolf & Sohn

Aus dem Physiologischen Institut der Universität München
Vorstand: Professor Dr. Ph. Broemser

Das Isodynamiegesetz und seine Grenzen

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde in der gesamten Medizin

verfaßt und einer

Hohen medizinischen Fakultät der Bayerischen
Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Wilhelm Haid
aus München

München 1939
Universitäts-Buchdruckerei von Dr. C. Wolf & Sohn

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät
der Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

Referent:
Professor *Dr. A. Hahn*

Tag der mündlichen Prüfung:
17. Juli 1939

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Meinen Eltern

gewidmet

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548311_0211

Das Isodynamiegesetz und seine Grenzen.

Die Lebensleistungen der meisten Organismen lassen sich sowohl mit animalischen Nährstoffen wie mit vegetabilischen, mit Eiweiß, mit Eiweiß und Fett, mit Eiweiß und Kohlehydraten oder mit Eiweiß, Fett und Kohlehydraten bestreiten. Es ist das große Verdienst *Rubner*'s, die Anschauung, daß die Hauptmenge der Nährstoffe für den Organismus wesentlich die Bedeutung von Energiequellen hat, zum Gemeingut aller an Ernährungsfragen Interessierter gemacht zu haben. Die klassischen Versuche über den Vertretungswert der drei Hauptnährstoffarten zeigen, wie Stoffmengen, die gleichen Brennwert haben, einander im Organismus ersetzen können.

Wie genauere Untersuchungen gelehrt haben, ist außer einer kleinen Menge von Eiweiß, die durch nichts anderes ersetzt werden kann, die Wahl der Nahrungsmittel frei. Die Menge des unentbehrlichen Eiweißes macht etwa 4—5 % der Calorien der Gesamtnahrung aus.

So liefern die verschiedenen Nahrungsstoffe bei ihrer Verbrennung im Körper folgende Wärmemengen:

1 g Eiweiß = 4,1 Cal.
1 g Fett = 9,3 „
1 g Kohlehydrate = 4,1 „

demnach sind also gleichwertig (isodynam) für die Energieproduktion: 100 g Fett mit 227 g Eiweiß oder Kohlehydraten.

Rubner hatte einmal bestimmt, in welchen Mengen sich die einzelnen organischen Nährstoffe vertreten und diese dann isodyname Werte genannt. Es fand sich dabei folgendes Ergebnis:

Isodyname Werte zu 100 Fett als Vergleich berechnet

	Direkt am Tier bestimmt	Aus der Verbrennungswärme berechnet
Muskeleiweiß	225	213
Stärkemehl	233	229
Muskelfleisch	243	235
Rohrzucker	234	235
Traubenzucker	256	255

Mit der Tatsache, daß die lebenswichtigsten Nahrungsmittel verschiedene spezifisch-dynamische Wirkung haben, hat das Isodynamie-Gesetz auch seine Grenzen.

Versuche, bei denen der Caloriengehalt der Kost sich unterhalb der Bedarfsgrenze bewegt, zeigten, daß in der Regel der dynamische Reiz ausgedrückt in Prozenten des Brennwertes der Kost mit zunehmender Größe der Zufuhr ansteigt. Am deutlichsten geht dies aus den Versuchen von *Gigon* (4) mit Casein hervor. Erst recht eklatant werden die Unterschiede, wenn die Nahrungszufuhr den Bedarf überschreitet. *Rubner* (2) hat in dieser Richtung beim Hunde vor allem hinsichtlich der Eiweißzufuhr ein großes Beobachtungsmaterial gesammelt. Die Gegenüberstellung folgender Zahlen zeigt am besten um was es sich dabei handelt.

Die Wärmesteigerung für 50 % Überschuß über den Bedarf betrug in *Rubner*'s Versuchen:

Für Fleisch . . .	+ 19,0 %	bzw. 18,4 %
„ Fett	+ 4,5 %	bzw. 3,0 %
„ Kohlehydrate .	+ 3,9 %	bzw. 3,5 %

während bei 128 % Überschuß die Zahlen

für Fleisch . . .	+ 46,0 %
„ Fett	+ 13,0 %
„ Kohlehydrate .	+ 16,6 %

Die fundamentale Tatsache, daß der respiratorische Stoffwechsel nach Nahrungszufuhr ansteigt, wurde schon von *Lavoisier* und *Séguin* 1789 (1) entdeckt. Derjenige Forscher, der jedoch das große Problem auf breitester Basis und in umfassendster Weise studiert hat, ist *M. Rubner* (2). Von ihm stammt auch der Ausdruck spez.-dynamische Wirkung. Er wählte diesen theoretisch indifferenten Namen, um damit die Steigerung der Oxydation nach Nahrungszufuhr in langfristigen Respirationsversuchen zu charakterisieren.

Rubner erklärte die spezifisch-dynamische Wirkung als Verlust an Energie, d. h. also einfache direkte Bildung von Wärme bei dem Prozesse der Umwandlung der Nährstoffe bis zu eigentlicher Zellernährung, also als Vorgänge des intermediären Stoffwechsels.

Die spezifisch-dynamische Wirkung des Eiweißes.

Schon den ersten Untersuchern, der spez. dynamischer Wirkung des Eiweißes, ist aufgefallen, daß es hinsichtlich seiner Wirkung auf die Intensität der Verbrennungen eine Sonderstellung durch besonders hohe Werte einnimmt. Führt man wechselnde Mengen

von Eiweiß zu, so ergibt sich eine gewisse Parallelität des Gesamtstoffwechsels mit den zugeführten Eiweißmengen. Als ein Beispiel sei folgende Tabelle nach Bilanzversuchen von *Pettenkofer* und *Voit* am Hunde bei wachsenden Mengen ausschließlicher Fleischnahrung wiedergegeben (100 g Fleisch = 3,4 N):

Nr.	N im Futter g	N-Abgabe g	N-Bilanz pro Tag g	Fettbilanz pro Tag g	Gesamtstoffwechsel Calorien
1	0	5,6	— 5,6	— 98	1072
2	17	20,4	— 3,4	— 59	1094
3	34	36,7	— 2,7	— 38	1328
4	51	51,0	0	— 22	1554
5	61	59,7	+ 1,3	— 30	1851
6	68	69,5	— 1,5	+ 22	1600
7	85	85,4	— 0,4	+ 18	2128

Wie die Tabelle zeigt, geht neben dem Ansteigen des Gesamtstoffwechsels mit steigender Eiweißzufuhr ein Ansteigen der Eiweißumsetzungen und ein langsames Verdrängen der Fette aus dem Stoffwechsel hervor.

Ein außerordentlich großes Material vielfach variierter Versuche, vor allem bei Hunden, hat *Rubner* (2) beigebracht. Versuche bei Tieren im Stoffwechselgleichgewicht, denen Eiweißmengen mit einem Caloriengehalt bis Maximal zur Höhe des Erhaltungsbedarfs gegeben wurden, stellte sich eine Stoffwechselsteigerung von 18,7 % des Grundumsatzes heraus. Fast genau die gleichen Zahlen erhielten *Magnus-Levy* (3), *Gigon* (4) sowie *Williams, Riche* und *Lusk* (5).

Etwas niedriger (ca. 12 %) liegen die Mittelwerte der Beobachtungen von *Gephart* und *Du Bois* (6) sowie des großen Materials von Respirationscalorimeterversuchen von *Benedict* und *Carpenter* bei Menschen. Die Erhebung über den Grundumsatz beträgt dabei in den ersten Stunden ca. 45 %, unter Berücksichtigung von 5 bis 6 Stunden ca. 25 %. Es ließ sich bei der Versuchsperson noch feststellen, daß die spez.-dynamische Wirkung weitgehend konstant war. Auf diese Weise macht man auch die Feststellung, daß zwischen tierischen und pflanzlichem Eiweiß in der Oxydationswirkung kein Unterschied besteht *(Benedict* und *Carpenter)*, da-

gegen soll rohes, vitaminhaltiges Fleisch nach *Abelin* und seinen Mitarbeitern (7) stärker dynamisch wirken als die gleiche Menge vitaminfreies gekochtes Fleisch.

Die dynamische Wirkung ist keine lineare Funktion der aufgenommenen Eiweißmengen, vielmehr steigt die prozentuale Umsatzerhöhung mit der Menge des oxydierten Eiweißes an, auch innerhalb der Eiweißgaben im Rahmen des Erhaltungsbedarfs. Es war schon älteren Autoren, vor allem *Rubner* (2) aufgefallen.

Bei einem großen Hunde fand er nach Fleischfütterung:

Überschuß in %	Mehr an Wärme in % der zugeführten Calorien	
51	18,5	
53	24,3	18,3
58	12,5	
105	44,4	
153	49,0	

Bei einem kleinen Hunde ergaben sich

55	27,5	
63	12,8	20,1
90	35,2	

Die Kombination dieser beiden Reihen würde ergeben

50	19
90	35
105	44
153	49

Gigon (4) ist diesen Dingen in systematischen Selbstversuchen nachgekommen, dabei zeigte sich, daß bei Steigerungen der Eiweißzufuhren (Casein) im Verhältnis 1:2:3:4 die Oxydationen im Verhältnis 1:3:6:9 zunehmen. Außer dem absoluten Ausmaß der Oxydationssteigerungen nach Eiweiß ist gerade im Hinblick auf pathologische Verhältnisse der zeitliche Ablauf der Kurve von Interesse. Es zeigt sich, daß fast ausnahmslos das Maximum in die erste bis dritte Stunde, meist in die erste bis zweite fällt. Der Nüchternwert ist bei kleineren Dosen fast immer, bei mittleren meist in der sechsten Stunde erreicht oder event. unterschritten, während nach großen Dosen (über 15—20 g N) die Oxydationen erst nach 10—12 Stunden mit einiger Sicherheit auf den Ausgangswert zurückgekehrt sind [*Magnus-Levy* (3), *Benedict* und *Carpenter* (3a)].

Die spezifisch-dynamische Wirkung der Fette.

Unter den Nahrungsmitteln hat das Fett den geringsten Einfluß auf die Intensität der Verbrennungen. Der Wert der spez.-dynamischen Wirkung der Fette beträgt nur $2^1/_2$—4 % des Brennwertes der Zufuhr. Der Stoffwechsel steigt dabei langsam an, erreicht etwa sechs Stunden nach der Fettmahlzeit sein Maximum und ist nach großen Fettmengen erst nach etwa zwölf Stunden wieder auf dem Nüchternwert angelangt [*Murlin* und *Lusk* (8)]. Das Maximum der spezifisch-dynamischen Wirkung fällt mit dem maximalen Fettgehalt im Blute zusammen. Die Ergebnisse der meisten Untersucher stimmen hier überein [*Rubner* (2), *Magnus-Levy* (3), *Murlin* und *Lusk* (8)].

Dieser Betrag ist so gering, daß er in länger dauernden Versuchen oft nicht sicher zu fassen ist [z. B. *Koraen* (9)], auch für kürzere kann dies gelten [*Miyacaci*, *Keuzuke* und *Abelin* (10)].

Wenn die obengenannten, von vielen übereinstimmend gegebenen Steigerungen von $2^1/_2$—4 % als Regel angenommen werden können, so müssen wir wegen ihrer theoretischen Bedeutung doch etwas auf andere Versuche eingehen, welche eine Senkung des Umsatzes nach Fettzufuhr festgestellt haben [*Gigon* (10), *Grafe* (11)].

Nach Zufuhr von 400 g Butter auf einmal beobachtete *Grafe* eine Senkung der Kohlensäure um 10 % und des Sauerstoffverbrauchs um 6 %. *Koraen* (9) stellte nach verhältnismäßig geringen Fettmengen bei Menschen ein Sinken der Kohlensäureproduktion in der dritten Stunde bis zu 8 % fest. Es handelte sich hier um Stundenversuche. Diese Versuche beweisen nichts, da durch Sinken des respiratorischen Quotienten eine verminderte CO_2-Produktion bei gleichbleibender, ja bei steigender Calorienproduktion veranlaßt sein kann. *Rubner* hatte in Ganztageversuchen in einer Reihe bei einer Fettzufuhr, die den Energiebedarf um 61 % überschritt, folgende Senkung:

Hungertag	955 Cal.
Fettag	914 „
Hungertag	956 „

Gigon stellte in Versuchen am Zuntz-Geppertschen Respirationsapparat Abnahmen um 3 bzw. 1 % fest. *Melly* und *v. Röth* (11) machten Versuche an curarisierten, künstlich beatmeten Hunden und stellte nach Zufuhr größerer Mengen von Fett Umsatzsteigerungen von 4—6 % fest, während bei kleineren Fettmengen anfangs eine Umsatzsenkung von 2—6 % und erst nach der vierten Stunde häufig wieder Anstieg von 1—4 % stattfand. Sie diskutierten hier-

nach die Möglichkeit zweier „Prinzipien“: ein umsatzhemmendes, rasch wirkendes, von der Menge unabhängiges und ein zweites oxydationssteigendes, das proportional der angewandten Menge und länger andauernd wirkt, anzunehmen.

Diese Autoren sind der Ansicht, daß, solange Art und Größe der umsatzhemmenden Wirkung unbekannt sei, es illusorisch sei, die spezifisch-dynamische Wirkung der Fette ermitteln zu wollen. Das Fett hat wenig spezifische Organaufgaben im Stoffwechsel. Es ist im größten Umfange deponierungsfähig, es wird auch im Stoffwechsel am wenigsten bevorzugt und seine spezifisch-dynamische Wirkung ist am geringsten.

Die spezifisch-dynamische Wirkung der Kohlehydrate.

Die oxydationssteigernde Wirkung dieser Nahrungsstoffgruppe ist, sofern es sich nicht um sehr große Mengen handelt, so gering, daß sie nur im Stoffwechselgleichgewicht, d. h. bei annähernd normalem Glykogengehalt des Körpers sicher nachweisbar ist. Nach den ziemlich übereinstimmenden Zahlen aller Untersucher beträgt die dynamische Wirkung der meisten Monosacchride 4—6 % ihres Brennwertes. Einen etwas höheren Wert findet man bei den linksdrehenden Zuckern, sowie den Disacchariden mit einem linksdrehenden Molekül.

Einen Vergleich der spezifisch-dynamischen Wirkung verschiedener Kohlehydrate ergibt folgende Tabelle:

	Spez. dynam. Wirkung in % der zugeführten Kohlehydrate — Calorien	
	Mensch	Hund
Stärke	9,25	—
Fruchtzucker	6,53	7,80
Rohrzucker	6,2	—
Malzzucker	5,50	6,54
Traubenzucker	4,25	4,58
Milchzucker	1,15	—

Nach den Versuchen aller Autoren ist also die spezifisch-dynamische Wirkung der Stärke wesentlich größer als die des Traubenzuckers.

Die spezifisch-dynamische Wirkung der Kohlehydrate hängt ab von der Kohlehydratmenge. Während über die Wirkung kleiner

und mittlerer Dosen ziemliche Übereinstimmung besteht, lauten die Angaben über große Dosen sehr verschieden. Kleine Dosen von Kohlehydraten, etwa $^1/_4$—$^1/_2$ g pro Kilogramm Körpergewicht, bleiben ohne Wirkung. *Lusk* findet, daß von einer gewissen Grenze an weitere Zulagen von Kohlehydraten den Calorienumsatz wenig oder gar nicht erhöht. Hari gibt im Gegensatz dazu an, daß große Dosen gerade besonders große Umsatzsteigerungen bewirken.

Im Gegensatz zum Eiweiß steigen beim Zucker die Oxydationen annähernd parallel mit der Dosis [*Gigon*(4), *Lusk*(5)], aber nur bis zu einem gewissen Maximum, das beim Menschen etwa 150 g *(Gigon)*, bei Hunden bei etwa 50—70 g liegt *(Lusk)*. Die Ursache dafür ist wohl, daß bei diesen Werten das Respirationsmaximum des Darmes für Zucker erreicht ist. Die Stoffwechselsteigerung für Polysaccharide geht in manchen Versuchen, so in den von Magnus-Levy (3) über die obengenannten Zahlen von 4—6 % hinaus, so daß als Mittelwert für die dynamische Wirkung diese wichtigsten Kohlehydrate unserer Nahrung 5—9 % angenommen werden muß.

Das Maximum der Steigerung fällt fast stets in die beiden ersten Verdauungsstunden und klingt dann allmählich ab, bei kleineren und mittleren Gaben sind die Nüchternwerte meist, wenn auch nicht immer nach 4—5 Stunden erreicht.

Der Respirations-Quotient betrug beim Menschen:

	vorher	nach Stunden						
		1	2	3	4	5	6	7
85 g Weißbrot . .	0,71	0,79	0,84	0,86	0,75	—	—	—
295 g „ . .	0,72	0.82	—	0,86	0,90	—	0,90	0,87
155 g Rohrzucker .	0,77	0,91	0,91	0,92	0,92	0,98	0,82	—

Bei größeren und vor allem in den Lävuloseversuchen zieht sich die Kurve länger hin. Vor der achten Stunde kann man nicht sicher rechnen, die Basis wieder erreicht zu haben.

Kompensatorische Unterschreitungen dieses Wertes ähnlich wie manchmal nach Eiweißzufuhr, kommen in einem sicher faßbaren Ausmaße bei Kohlehydraten so gut wie nie vor. Charakteristisch ist, daß die Steigerung die Kohlensäure stärker trifft als den Sauerstoffverbrauch. Der resp. Quotient nähert sich der Einheit, bzw. geht bei größeren Mengen und guter Füllung der Glykogendepots des Körpers über 1,0 hinaus, als Zeichen der Fettbildung aus Zucker.

Die dynamische Wirkung bei gemischter Kost.

Gibt man die Nahrungsstoffe zusammen, so scheint die spezifisch-dynamische Wirkung eine additive zu sein, soweit die bisherigen, relativ spärlichen Versuche von *Rubner*, *Gigon* und *Lusk* schon ein Urteil gestatten.

Ungefähr das Gleiche läßt sich aus den Experimenten mit gemischter Kost von *Benedict* und *Carpenter* (3a) entnehmen, die für die gewöhnliche Kost eine dynamische Wirkung in Höhe von 6 % des Brennwertes der Nahrung angeben.

Diese folgenden Werte, die zum Teil aus den Versuchen von *Magnus-Levy* und *Zuntz* herrühren, veranschaulichen die Stoffwechselsteigerung pro 1 g der wichtigsten Nahrungsmitteln:

1 g	Bewirkt eine Stoffwechselsteigerung vo, Cal.
Zucker	0,20
Stärke	0,35
Fett	0,25
Eiweiß	0,80

Über diese Werte hinaus soll nach *v. d. Heide* und *Klein* eine Umsatzsteigerung dann eintreten, wenn Nährstoffe deponiert werden und zwar würde verbraucht werden für Ablagerung von

1 g Eiweiß . . . . . 7,25 Cal.
1 g Fett aus Fett . . . . 2,1 „
1 g Fett aus Kohlehydrate . 2,4 „
1 g Glykogen . . . . . 0,0 „

Kohlehydrate, größere eiweißsparende Wirkung als Fette.

Schon *Voit* (1869) hat nachgewiesen, daß die Kohlehydrate als Eiweißsparer aktiver sind als die Fette. Bei übermäßiger Kohlehydratzufuhr bewegt sich der Eiweißabbau um das minimal N-Gleichgewicht, während beim Fehlen von Kohlehydrate offenbar der notwendige Zucker aus Eiweiß gebildet wird.

Bei normaler Ernährung mit gemischter Kost ist der Unterschied in der Beschränkung des Eiweißumsatzes zwischen Kohlehydraten

und Fetten nicht deutlich. So hatte *Tallquoist* (12), als er in seiner Nahrung von 466 g Kohlehydraten 216 durch isodyname Fettmenge ersetzte, nur einen vorübergehenden geringen Stickstoffverlust zu verzeichnen und setzte sich am dritten Tage wieder ins Gleichgewicht. Ähnlich geringe Unterschiede sahen auch *Atwater* und *Benedict* (13) bei dem Ersatze eines Teils der Kohlehydrate durch Fette bei angestrengter Muskelarbeit.

Der Unterschied tritt aber um so deutlicher hervor, je größer der Kohlehydratanteil der Nahrung ist, der durch Fett ersetzt wird. Als *Rosenfeld* (14) aus einer Kost, bei welcher sogar ein geringer Eiweißansatz bestand, von 400 g Kohlehydrat 332 durch 180 g Butter ersetzte, also 70 g Kohlehydrat beibehielt, war auch am letzten, siebten Tage der Fettperiode das Stickstoffgleichgewicht noch nicht wieder erreicht. *Kayser* (15) verlor beim Ersatz sämtlicher Kohlehydrate durch die isodyname Fettmenge während drei Tagen 9,2 g N, während er sich vorher im Stickstoffgleichgewicht befand. Dabei bestand während der fettreichen Ernährung noch keine Tendenz zur Annäherung an das Stickstoffgleichgewicht, viel mehr war die Stickstoffausscheidung im Harn am letzten Tage dieser Periode am größten.

In Versuchen an ausgewachsenen Ratten zeigten ferner *Desgréz* und *Bierry* (16), daß N-Gleichgewicht oder positive Stickstoffbilanz sofort negativ würden, wenn die Hälfte der Kohlehydrate der Nahrung durch die isodyname Menge Fett ersetzt wurde. Auch bei der Ernährung des Säuglings bewirkt nach *Hellesen* (17) überwiegende Kohlehydratnahrung weit besseren Stickstoffansatz als überwiegende Fettkost.

Wie stark durch Zuckerzufuhr auch im protrahierten Hungerzustande der Eiweißumsatz herabgedrückt werden kann, geht auch aus den Versuchen von *Luciani* (18) deutlich hervor. Wir sehen dort am 22. Hungertage ein Herabgehen der N-Ausscheidung auf 3,25 g gegenüber 4,27 am Vor- und 5,22 am Nachmittage, bewirkt durch eine Zufuhr von 61 g Traubenzucker als Klysma am 21. Hungertage. Endlich fand *Halpern* (19) am 20. Hungertage bei einem Karzinomatösen mit totaler Oesophagusstriktur nach einem Klistier von 30 g Traubenzucker eine N-Ausscheidung von nur 2,05 g.

Auch E. Voit (20) hat eine erhebliche Herabsetzung der N-Ausscheidung durch Zuckerzufuhr bei hungernden Kaninchen gefunden.

Aus dem großen Material *Rubner*'s sei ein instruktives Beispiel für die Sparwirkung der Kohlehydrate bei Hunger hier angeführt.

Hunger	1,52 g	N pro Tag
	1,82 g	„ „ „
Rohrzucker	85 g	0,91 g N pro Tag
	110 g	0,72 g „ „ „
	110 g	0,56 g „ „ „
	120 g	0,53 g „ „ „

Die Kohlehydrate sind in ihrer eiweißsparenden Wirkung nicht gleichwertig. So zeigen sie zunehmende Sparwirkung in der Reihenfolge: Stärke, lösliche Stärke, Rohrzucker, Dextrose, d. h. die am besten für die Verbrennung vorbereiteten Zucker entfalten die größte sparende Wirkung. Es liegen zahlreiche Versuche in der Literatur vor, in denen die verschiedensten Kohlehydrate als Eiweißsparer verwandt sind: Reis (*Vogt* 1906, *Lewene, Koher* 1909), Stärke (*van Slyke, White* 1911); Weizenmehl, Lävulose, von denen letztere überlegen ist (*Falta, Gigon* 1908); Rohrzucker (*Pari* 1908, *Deutsch* und *Chambers* 1925).

Alle Befunde sprechen eindeutig dafür, daß durch Zucker eine Herabsetzung des Abbaues von Eiweiß in den Geweben eintritt.

Das Fett vermag die Kohlehydrate in Bezug auf die eiweißsparende Wirkung bei weitem nicht voll zu ersetzen. Selbst bei eiweißreicher Nahrung findet, wenn man die Kohlehydrate fortläßt und kalorisch durch Fett ersetzt, ein stärkerer Eiweißabbau statt (*Kayser* 1893, *Catkart* 1909, *Desgréz-Bierry* 1920).

Auch *Voit* hatte eine Steigerung des Eiweißzerfalls nach Fettzufuhr beobachtet. Zu erklären sucht er sie dadurch, daß das Fett den Umsatz verstärkt, in dem es mehr Eiweiß in die Zirkulation zieht. *Weintraud*(21) beobachtete das gleiche Phänomen an Diabetes-Kranken, die mit kohlehydratarmer Kost ernährt wurden. Er denkt an eine vom Fett vermittelte reichlichere Oxydation des Eiweißes.

Zeller hat in einer Arbeit die quantitativen Verhältnisse der N-Ausscheidung im Harn bei Eiweißhunger und Ersatz der Kohlehydratzufuhr durch Fett untersucht. Er kommt zu dem Schluß, daß 70—90 % der Kohlehydrate sich in der Tat durch isodyname Mengen Fett ersetzen lassen, ohne daß die N-Ausscheidung das bei reiner Kohlehydrat-Kost bestehende Minimum überschreitet. Erst wenn man über diese Grenze hinausgeht, tritt die Minderwertigkeit des Fettes für Eiweißsparung deutlich zutage.

Einen Überblick über die stickstoffsparende Wirkung der Kohlehydrate gibt die nachfolgende Tabelle von Versuchen von *Pettenkofer* und *Voit:*

Nahrung g				zersetzt g			Gesamtstoffwechsel	
Nr.	N	Fett	K.H.	N-Abgabe	Fett*	K.H.	Cal.	pro kg
1	0	—	—	7,3	101	—	1153	36,4
2	0	16,9	379	7,2	— 39	379	1393	42,9
3	17,0	—	—	20,4	59	—	1094	34,2
4	17,0	10,2	167	19,3	— 15	167	1113	36,9
5	17,0	4,6	182	18,3	— 6	182	1113	37,1
6	17,0	10,3	167	18,0	— 3	167	1150	38,7
7	51,0	—	—	51,0	22	—	1554	46,5
8	51,0	17,5	172	50,0	13	172	2159	68,8
9	61,2	—	—	59,7	30	—	1851	55,8
10	61,2	26,5	379	50,0	— 86	379	2087	62,3

* Ein — Zeichen bedeutet, daß Fett im Körper angesetzt worden ist.

Bei Kohlehydratkost ist der Wirkungsgrad des Muskels größer als bei Fett.

Es ist bekannt, daß Muskelarbeit in erster Linie auf Kosten N-freien Materials geleistet wird, demnach auf Kosten von Kohlehydraten und Fetten. Beide dürfen als hochwertige Quellen der Arbeitsenergie gelten. Mit der Einschränkung jedoch, daß soweit der Vorrat an leichtmobilisierbarem Kohlehydrat reicht, dieses dem Fett gegenüber bevorzugt wird.

Die Bevorzugung der Kohlehydrate vor den Fetten geht im wesentlichen aus zwei Tatsachen hervor. Erstens aus dem Ansteigen des resp. Quotienten nach Genuß größerer Mengen von Stärke oder Zucker. Zweitens aus den Aufstapelungsverhältnissen des Zuckers im Körper, aus dem Wechsel der Glykogenvorräte. Bei geringem Glykogenvorrat wird ein beträchtlicher Teil des zugeführten Zuckers nicht unmittelbar verbrannt, sondern wird für spätere Anforderungen — insbesondere für die Muskulleistung — als Glykogen vorläufig deponiert. Diese aufgestapelten Glykogenmengen sind aber außerordentlich labil und werden auf entsprechende Anforderung sehr rasch wieder abgegeben. Ein Gleichgewicht der Kohlehydrate in dem Sinne, wie man bei den Eiweißen von einem Stickstoffgleichgewicht spricht, kennt man nicht und es ist auch wegen der Tatsache des Übergangs der Kohlehydrate in Fett nicht möglich. Es gibt nur insofern ein energetisches Gleichgewicht,

das man durch Kohlehydratezufuhr erzielen kann, als man nach Deckung des minimalen N-Gleichgewichts durch Eiweißzufuhr das Gesamtbedürfnis des Körpers durch Kohlehydrate befriedigen kann.

In welchem Umfange quantitativ die Kohlehydrate vor den Fetten verbrannt werden, darüber unterrichtet uns folgende Tabelle nach *Benedict*schen Versuchen im Respirationscalorimeter, bei denen gleichzeitig O_2-Verbrauch, R.Q. und Wärmeproduktion bestimmt wurden.

Nr. des Versuchs	Kost (resorb.) g		Umsatz : g		Wärmewert : Cal	
	Fett	K.H.	Fett	K.H.	berechnet	gefunden
56	334	434	341	428	5141	5284
57	78	983	99	1010	5459	5435
58	26	245	78	237	1893	1904
60	49	345	45	325	2147	2228
61	157	366	147	643	4463	4565
62	110	711	135	761	4752	4821
63	294	308	341	311	4831	4890
64	360	322	491	551	7185	7137
65	28	382	156	118	2541	2453
66	28	317	103	227	2462	2471
67	27	366	101	338	2728	2689

Die berechneten und gefundenen Wärmewerte stimmen recht gut überein, woraus man tatsächlich auf die Richtigkeit der Berechnung der Kohlehydrat-Verbrennung aus dem R.Q. schließen kann. Es handelt sich nun allerdings nicht darum, daß die Kohlehydrate vollkommen und als Ganzes verbrennen, ehe wieder eine gewisse Fettverbrennung einsetzt, viel mehr handelt es sich um ein durchschnittliches Überwiegen der Kohlehydrate in der Verbrennung ,welche manchmal von einer Überführung von Kohlehydrate in Glykogen oder in Fett und auch von einer gewissen Verbrennung des Körperfetts begleitet wird. Ist die Nahrung kalorisch unzureichend, so werden im allgemeinen zuerst die Kohlehydrat-Speicher entleert und erst später das Fett angegriffen. Im Hunger oder bei allzu geringer Zufuhr von Kohlehydraten, wie zeitweise beim Fleischfresser, wird Zucker aus anderen Stoffen neu gebildet. Ganz ohne Kohlehydrate kommt der Organismus unter keinen Umständen aus. Dafür spricht unter anderem die Konstanz des Blutzuckers; sie bedeutet offenbar, daß für plötzliche Ansprüche, für gewisse Funktionen jederzeit ein

unmittelbar verwandbares Material bereit gehalten werden muß. Wir kennen eine Funktion, die direkt und unmittelbar nur auf Kosten von Zucker zu geschehen scheint, die mechanische Arbeit. Die Milchsäure, deren Auftreten mit jeder Muskelzuckung ursächlich verknüpft ist, stammt aus Zucker. Nach völligem Aufbrauch der Glykogenvorräte tritt nach einiger Zeit, beim Kalt- wie beim Warmblütler immer wieder Glykogen in Leber und Muskeln auf. Völlige Glykogenfreiheit ist durch Arbeit allein nicht zu erreichen. Starke Muskelarbeit greift auch den Glykogenbestand des Körpers energisch an. So werden z. B. reichlich gefüllte Glykogenlager durch 6—8stündige Arbeit zum größten Teil geleert.

Wie schon erwähnt, tritt Fett überall da und insoweit in den Stoffwechsel ein, als der Bedarf nicht von anderen Stoffen — Eiweiß, Kohlehydrate und Alkohol — befriedigt wird. Die Fette liefern nach *Krogh* mechanische Energie um 11 % weniger als die Kohlehydrate.

Das Isodynamiegesetz gilt nur bei mittlerem respiratorischem Quotienten und bei nicht zu extremen Änderungen (d. h. bei freigewählter Kost).

Der Verbrauch des eingeatmeten Sauerstoffes gibt uns Aufschluß, wie groß die Verbrennung von Nahrungsstoffen im Stoffwechsel war. Die Untersuchung der Exspirationsluft auf Kohlensäuregehalt und Sauerstoffdefizit ergibt, daß das Verhältnis, in dem beide Werte zueinander stehen, in nicht unbeträchtlichen Grenzen schwanken. Das heißt also: die Volumina Kohlensäure, die auf gleiche Volumina verbrauchten Sauerstoffes ausgeschieden werden, wechseln. Man bezeichnet das Verhältnis zwischen den Volumina gebildeter Kohlensäure und verbrauchten Sauerstoffes nach *Pflüger* als „respiratorischer Quotient“ und drückt es gewöhnlich durch den Bruch $\frac{CO_2}{O_2}$ aus.

Die Werte für den respiratorischen Quotienten decken sich nicht ganz, wenn man einerseits den Lungengaswechsel, andererseits den Gesamtwechsel untersucht. Da die Kohlensäure eine größere Diffusibilität besitzt als der Sauerstoff, wird von seiten der Haut relativ mehr Kohlensäure abgegeben, als Sauerstoff aufgenommen. Die von den Lungen abgegebene Menge von Kohlensäure ist also im Verhältnis zu dem gefundenen Sauerstoff zu gering, der respiratorische Quotient demnach etwas zu niedrig. Bei dem geringen

Umfang der Hautatmung unter gewöhnlichen Umständen spielt die Differenz praktisch allerdings keine Rolle, da sie kaum Änderungen in der zweiten Dezimale macht.

Änderungen des resp. Quotienten beruhen auf Verschiedenheiten des organischen Materials, das jeweils zur Verbrennung kommt, bzw. auf der verschiedenen Mischung, in der Eiweiß, Fett und Kohlehydrate am Umsatz teilnehmen.

Aus der Verschiedenheit in der elementaren Zusammensetzung dieser Stoffe ergibt sich, daß zur Bildung gleicher Mengen von Kohlensäure verschiedene Mengen von Sauerstoff herangezogen werden müssen.

Bei der Verbrennung von Kohlehydraten ist $\frac{CO_2}{O_2}$ (R.Q.) = 1,0

„ „ „ „ Fett „ „ = 0,707

„ „ „ „ Eiweiß „ „ = 0,801

Da im Körper nie ausschließlich eine der drei Gruppen oxydablen Materiales verbrennt, vielmehr stets ein Gemisch zum mindesten von zweien, meist aller drei, muß der R.Q. stets zwischen den Grenzwerten 1,0 und 0,707 liegen, um so höher je mehr Kohlehydrate, um so niedriger je mehr Fett und Eiweiß verbrennen.

Im Mittel beteiligen sich 15% Eiweiß am Stoffumsatz. Werden die übrigen 85% allein von Kohlehydraten bestritten, so liegt der R.Q. bei 0,971; erfolgt der Umsatz allein auf Kosten von Fett, so ist der R.Q. 0,722.

Zwischen diesen Werten also liegt der normale R.Q. — Da das im Körper umgesetzte Material von dem mit der Nahrung zugeführten abhängt, schwankt der R.Q. nach der Art der Nahrung und hat deshalb bei den verschiedenen Tiergattungen je nach der Art ihrer Ernährung einen typischen Mittelwert. So ist er

beim Pferd = 0,960 — Herbivore
„ Schaf = 0,900 — Herbivore
„ Menschen = 0,800 — Omnivore
„ Hund = 0,750 — Carnivore.

Ändert man die Ernährung, so ändert sich der R.Q. Schon *Speck* fand in Versuchen am Menschen, daß er bei Fettnahrung sank, bei Kohlehydratnahrung stieg. In umfassender Weise wurde das von Magnus-Levy (22) am Hunde bestätigt und tritt auch in späteren

Untersuchungen z. B. von *Laulanié*(23) und von *Falloise* und *Dubois*(24) hervor.

Werden z. B. zu viel Kohlehydrate gegeben, so bildet sich Fett aus Kohlehydraten und dabei ist ein Steigen des R.Q. beobachtet worden. Die Mast mit Kohlehydraten ist von *Bleibtreu*(25) an Gänsen studiert worden. Er fand während der Mast Quotienten weit über 1,00, nämlich zwischen 1,117 und 1,380, während hungernde Gänse Quotienten zwischen 0,69 bis 0,73 aufwiesen. *Baumgardt* und *Steuber*(26) fanden an sehr reichlich mit Kohlehydraten genährten Menschen (817 g bei 3500 Calorien pro Tag) Quotienten von 1,04 bis 1,1, die sie auf Fettbildung beziehen.

Durch Bildung und Ablagerung von Fett sind wohl auch die bis zu 1,00 und darüber steigenden respiratorischen Quotienten zu erklären, die *Svenson*(27) bei reichlich genährten Rekonvaleszenten nach schweren Infektionskrankheiten fand. Am Murmeltier fand *Pembrey* zur Zeit der Fettanhäufung Quotienten bis zu 1,39, *Athanasin* bei Fröschen im Winterschlaf bis zu 1,50.

Ein abnorm hoher Quotient muß zutage treten, wenn im Körper aus einem sauerstoffreichen Stoffe sich ein relativ sauerstoffarmer bildet. Denn dann wird eine gewisse Menge Sauerstoff frei, die für Oxydationszwecke zur Verfügung steht und den Verbrauch der gleichen Menge atmosphärischen Sauerstoffes ersparen läßt. Es wird also von den mit der Atmung eingeführten Sauerstoff weniger verbraucht als der gebildeten Kohlensäure entspricht, $\frac{CO_2}{O_2}$ muß also steigen.

Bei der Annahme einer Bildung von Kohlehydrat aus Fett oder etwa aus Eiweiß, also eines relativ sauerstoffreichen Stoffes aus einem sauerstoffarmen muß Sauerstoff in den Körper eingeführt werden, der in das neugebildete Kohlehydrat eingeht und nicht als Kohlensäure wieder ausgeschieden wird. Es wird also im Verhältnis zum verbrauchten Sauerstoff wenig Kohlensäure exhaliert und $\frac{CO_2}{O_2}$ muß abnorm niedrig werden. So haben auch *Zuntz* und *Lehmann* den niedrigen Quotienten bei ihren Hungernden durch Bildung und Ablagerung von Glykogen im Körper erklärt. Der respiratorische Quotient sank bis 0,68, bei anderen bis zu 0,63; also geht er im eigentlichen Hunger nicht nur auf den für die Fettverbrennung typischen Wert hinab, sondern noch unter diesen Wert.

Das Isodynamiegesetz gilt also innerhalb gewisser Grenzen. Aus

der Tatsache, daß die lebenswichtigsten Nahrungsmittel verschiedene Wirkungen haben, läßt sich das Isodynamiegesetz für Fett bzw. Kohlehydrate nur dann anwenden, wenn Eiweiß nebenher gegeben wird.

Zum Schlusse der Arbeit ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor *Dr. Amandus Hahn* für die freundliche Überlassung der Arbeit und die gütige Übernahme des Referats meinen ergebensten Dank zum Ausdruck zu bringen.

Literatur

1. *Séguin* et *Lavoisier*: Mem. de l'Acad. des sci. 185 (1789) oder Oeuvres de Lavoisier 2, 688 (1862).
2. Zusammenfassung bei *M. Rubner*: Die Gesetze des Energieverbrauchs bei der Ernährung. Berlin und Wien 1902.
3. *A. Magnus-Levy*: Über die Größe des respiratorischen Stoffwechsels unter dem Einfluß der Nahrungsaufnahme. Arch. ges. Phys. (Pflüger) 55, 1 (1893).

3. a) *Benedict* und *Carpenter*: Food ingestion and energy transform. Carn. Inst. Publ. 261 (1918).

4. *A. Gigon*: Über den Einfluß von Eiweiß und Kohlehydratzufuhr auf den Stoffwechsel. Skand. Arch. Phys. 21, 351 (1909) und Über den Einfluß der Nahrungsaufnahme auf den Gaswechsel und Energismus. Arch. ges. Phys. (Pflüger) 140, 1 (1911).
5. *H. B. Williams, I. A. Riche, G. Lusk*: Il. of Biol. Chem. 12, 371 (1912), weitere Angaben in den zahlreichen Arbeiten von Lusk und seinen Mitarbeitern in der gleichen Zeitschrift und bei G. Lusk: Thespec. dyn. action of various food factors. Medicine 1, Nr. 2 (Aug. 1922), sowie Zus. in The elements of the science of nutrition, 3. Aufl. Saunders & Co., Philadelphia und London 1919.
6. *F. G. Gephardt* und *E. F. Du Bois*: Arch. Int. Med. 15, 835 (1915). Zus. bei E. F. Du Bois, Basal metabolisem in health and disease. Philadelphia and Newyork 1924.
7. *Abelin*: Über die Bedeutung der spezifisch-dynamischen Wirkung der Nahrungsstoffe. Klin. Woschenschr. 2, 2221 (1923). (Versuche mit Neuburger und Miyazaki.)
8. *I. R. Murlin* und *G. Lusk*: The influ. of ing. of fat. Il. of Biol. Chem. 22, 15 (1915).
9. *G. Koraen*: Über den Einfluß der Nahrungsaufnahme auf den Stoffwechsel. Skand. Arch. Phys. 11, 176 (1901).
10. *Miyazaci, Keuzuke* und *Abelin*: Über die spezifisch-dynamische Wirkung der Nahrungsstoffe. II. Mitt. Bioch. Zeitschr. 149, 109 (1924).
11. *Melly* und *V. Rötth*: Biochem. Zeitschr. 154, 127 (1927).
12. *T. W. Tallquoist*: Zur Frage des Einflusses von Fett und Kohlehydraten auf den Eiweißumsatz des Menschen. Arch. für Hyg. 41, 177 (1902).
13. *Atwater* und *Benedict*: Exp. on the metab. of matter and energy on the human body. Dep. Agr. Bull. 136. Washington 1903.
14. *G. Rosenfeld*: Fett und Kohlehydrate. Berl. Klin. Wochenschr. 1906, 978.
15. *B. Kayser*: Über die Bez. von Fett und Kohlehydrate zum Eiweißumsatz des Menschen. Inaug.-Dissert. Berlin 1893.
16. *A. Dègrez* und *H. Bierry*: Equilibre azoté et hydrates de carbone de la rationalimentaire. C. R. 171, 1393 (1920).

17. *E. Hellesen*: Unters. über Ernährung und Stoffwechsel des Säuglings. Nord. med. Arch. 48, Abt. II, 1 (1915).
18. *Luciani*: Das Hungern. Autor. Übersetzung. Hamburg und Leipzig 1890.
19. *M. Halpern*: Beitr. z. Hungerstoffw. Bioch. Zeitschr. 14, 134 (1908).
20. *E. Voit*: Über die Eiweißzersetzung während des Hungers. Zeitschr. Biol. 41, 550 (1901).
21. *Weintraud*: Untersuchungen über den Stoffwechsel im Diab. mell. und zur diät. Therapie der Krankheiten. Bibliothek Med. Abt. D. I, Heft 1, 1893.
22. *Magnus-Levy*: Über die Größe des resp. Gasw. unter dem Einfluß der Nahrungsaufnahme. Pflüger. Arch. 58 (1893).
23. *Laulanié*: Arch. de Phys. VIII (1896).
24. *Falloise* und *Dubois*: Arch. de Biol. XIV (1896).
25. *Bleibtreu*: Fettmast und R.Q. Pflüger. Arch. 85 (1901).
26. *G. Baumgart* und *M. Steuber*: D. Arch. Klin. Med. 134, 241 (1921).
27. *Svenson*: Zeitschr. Klin. Med. 43 (1901).

Lebenslauf

Als Sohn des Reichsbankinspektors *Anton Haid* und dessen Ehefrau, geb. *Höhn*, wurde ich am 20. März 1912 in München geboren. Besuchte in München die Volkschule und trat daselbst in die Rupprecht-Oberrealschule über, wo ich im April 1933 das Reifezeugnis erhielt. Ich studierte dann Humanmedizin an der Universität München und machte hier meine ärztliche Vorprüfung im W.S. 1935/36 und im Frühjahr 1939 mein Staatsexamen.

Wilhelm Haid.